S937

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

aus dem Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart

Stuttgart 7. April 1963 Nr. 117

Ein ungewöhnlich adaptierter Eilegeapparat bei den Raupenfliegen der Gattung *Phorocera* R. D. (Dipt., Tachinidae)*

Von Benno Herting, Delémont

Die beiden *Phorocera*-Arten, die kleinere *Ph. obscura* Fall (*caesifrons* Macq.) und die größere *Ph. assimilis* Fall., gehören zu unseren häufigsten Raupenfliegen. Sie treten im Frühjahr in Laubwäldern oft sehr zahlreich auf, und die kleinere Spezies ist ein wichtiger Parasit der Frostspanner-Raupen (*Hibernia defoliaria* Cl. und *Cheimatobia brumata* L.). Die systematische Stellung der Gattung *Phorocera* ist klar und eindeutig, sie gehört zu einer gut charakterisierten Gruppe (den Exoristini), und ihre nächste europäische Verwandte ist die Nonnentachine *Parasetigena silvestris* R. D. (*agilis* R. D.), die von manchen Autoren sogar zur gleichen Gattung gestellt wurde.

Die Biologie von *Parasetigena* ist vor allem von Prell (1915) eingehend untersucht worden. Die Fliege legt ihre relativ großen weißen Eier auf die Haut der Nonnenraupe (*Lymantria monacha* L.). Das Ei ist oberseits gewölbt und hartschalig, dagegen unterseits, wo es an der Raupenhaut haftet, abgeflacht, dünnwandig und von klebriger Beschaffenheit. Am vorderen Pol ist eine horizontale, an den Seiten hakenförmig nach oben biegende Bruchlinie vorbereitet. Hier sprengt die junge Tachinenlarve, die erst mehrere Tage nach der Eiablage ihre Schlüpfreife erlangt, die Eischale auf und bohrt sich vor dem Ei in die Raupe ein.

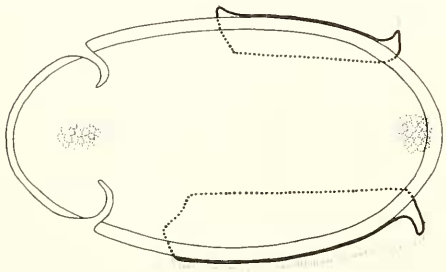
Auch die Fortpflanzungsweise von *Phorocera* ist nicht unbekannt. Das Ei ist leicht auf den parasitierten Raupen zu finden und von Nielsen (1915) und Silvestri (1941) beschrieben worden. Es gleicht in Größe, Form und Farbe dem von *Parasetigena*, auch die gleiche Bruchlinie ist vorhanden, und die nach mehrtägiger Entwicklungszeit auskommende Larve verhält sich ebenso wie bei der verwandten Art. Der Legeapparat von *Phorocera* ist aber eigenartig umgebildet und sehr verschieden von dem Legerohr der *Parasetigena* und der übrigen Exoristinen. In einer früheren Arbeit über das weibliche Postabdomen der calyptraten Fliegen (Herting 1956) habe ich bereits auf diese Besonderheit aufmerksam gemacht, ohne damals eine Erklärung dafür geben zu können. Ein Forschungsauftrag über die Parasiten schädlicher Schmetterlingsraupen gab mir inzwischen auch den gewünschten Aufschluß über die Funktion dieses ungewöhnlichen Apparates.

Untersucht man das an die Raupe angeheftete Ei von *Phorocera* genauer, so bemerkt man jederseits unter dem Eirand einen schwarzbraunen Streifen. Beide Streifen verlaufen parallel zueinander, sie sind erheblich kürzer als das Ei und oft an den beiden Seiten des gleichen Eies von ungleicher Länge. Nielsen (l. c.) hat ein geschlüpftes Ei der Tachine mit dem schwarz umrandeten Einbohrloch der Larve und den schwarzen Seitenstreifen in einer Abbildung dargestellt und bemerkt dazu, daß die Verfärbung nach dem Eindringen des Parasiten in den Wirt durch eine Wundreaktion entsteht. Das trifft jedoch für die Seitenstreifen nicht zu, denn diese sind bereits bei dem noch nicht

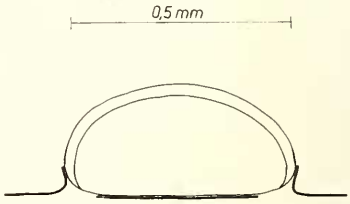
* Herrn Professor Dr. Erwin Lindner zum 75. Geburtstag.

geschlüpften Ei vorhanden. Silvestri (l. c.) deutet sie deshalb als eine von der weiblichen Fliege bei der Eiablage ausgeschiedene Kittmasse. Ein Ankleben des Eies findet aber bei allen oviparen Tachinen statt, z. B. auch bei der nahe verwandten *Parasetigena*, hier ist aber stets die ventrale Eimembran in ihren äußeren Schichten in eine Klebmasse verwandelt, welche über die ganze Fläche verteilt und farblos ist. Die schwarzen Seitenstreifen finden sich nur bei *Phorocera*, und hier nur bei dem auf die Raupe abgelegten Ei. Das aus dem Körper der Fliege sezierte Ei und ebenso das von einem gefangenen Weibchen im Tötungsglase ausgestoßene Ei läßt noch nichts von dieser Struktur erkennen. Was ist nun die wirkliche Natur dieser merkwürdigen schwarzen Streifen?

Als Untersuchungsobjekt verwendete ich eine mit zwei *Phorocera*-Eiern behaftete Raupenhaut, die vom Wirt (in diesem Falle *Endromis versicolora* L.) noch vor dem Schlüpfen der Tachinenlarven abgestreift worden war. Die zusammengeschobene und eingetrocknete Haut wurde zur Präparation zunächst in Kalilauge aufgeweicht, dabei fanden sich die beiden erst nach der Häutung der Raupe ausgekommenen Parasitenlarven, die durch Vergleich mit anderem Zuchtmaterial eindeutig als *Phorocera* identifiziert werden konnten. Die beiden Eier hafteten noch fest an der Haut und waren mit den typischen schwarzbraunen Seitenstreifen versehen. Bei starker mikroskopischer Vergrößerung ließ es sich nun eindeutig erkennen, daß die beiden Streifen in Wirklichkeit Schnittwunden in der Haut der Raupe sind. Die schwarzbraune Substanz entsteht durch die gleiche Art von Wundreaktion, die auch den dunklen Fleck um die Einbohröffnung des Parasiten mit dem innen anschließenden Trichter erzeugt. Die inneren Schnittränder liegen unter dem Ei, dagegen sind die äußeren Schnittkanten nach oben gebogen und seitlich an das Ei angeheftet (Abb. 1 und 2). Die charakteristische feine Granulation der Raupenhaut ermöglichte es, diese Lagerung im Bereich der Schnittwunde trotz der Verfärbung deutlich und sicher zu erkennen. Das *Phorocera*-Ei liegt also jederseits ventrolateral an einer Wunde der Raupe und wird durch die Narbenbildung fest angekittet. Vergleichen wir hierzu den Legeapparat der Fliege, so wird uns sein eigenartiger Bau und seine Funktionsweise verständlich.



1



2

Abb. 1. Ei von *Phorocera* sp. auf der Haut von *Endromis versicolora*. Die Ränder der verletzten Raupenhaut sind außen als dicker Strich, unter dem Ei dick punktiert dargestellt. Die schwach punktierte Linie bezeichnet die äußere Grenze der schwarzbraunen Wundfärbung. Das Ei läßt am vorderen Ende die beim Schlüpfen der Larve aufgesprengte Öffnungsklappe erkennen. In der Eischale befindet sich vorn und hinten je eine Gruppe von Atmungsporen (Krypten). — Abb. 2. Das gleiche Ei im Querschnitt.

Die normale Form des Ovipositors bei den Dipteren ist ein von den letzten Abdominalsegmenten gebildetes Rohr, das in der Ruhelage in das Hinterleibsende zurückgezogen ist, wobei sich die einzelnen Segmente ineinanderschieben. Bei den Tachinen sind das 6. und das 7. Segment die wichtigsten Glieder dieses Rohres, da das prägenitale 8. Segment bei den meisten Arten (so auch bei *Phorocera* und ihren Verwandten) stärker reduziert ist. Die adaptiven Veränderungen sind bei den Arten, die ihre Eier außen auf die Haut des Wirtes legen, zumeist nur gering, sie bestehen hauptsächlich darin,

daß das 7. Sternit hinten median verlängert ist und in einem je nach der Spezies breiteren oder mehr zugespitzten, mit Tastporen bedeckten Polster endet. Das 6. Sternit zeigt oft die gleiche Formänderung in weniger ausgeprägtem Maße. Auch *Parasetigena* besitzt ein einfaches Legerohr solcher Art (Abb. 3). Bei *Phorocera* sind dagegen die beiden Sternite, vor allem das 7., hochgradig umgestaltet.

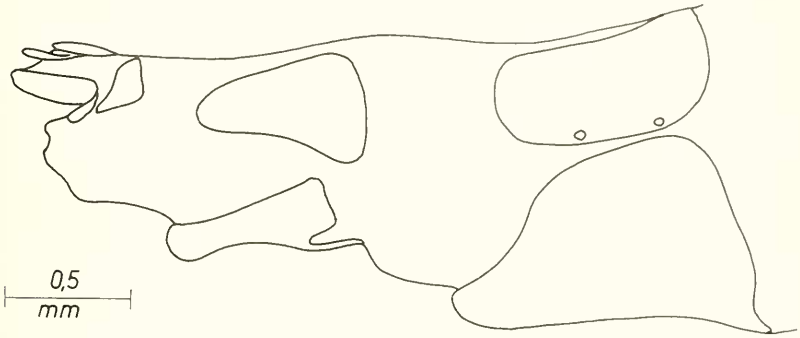


Abb. 3. Legeröhre von *Parasetigena silvestris* R. D., von der Seite gesehen.

Das 7. Sternit hat hier die Form eines nach hinten geöffneten U (Abb. 4). Die von der flachen Basalplatte ausgehenden beiden Schenkel dieses U sind ventrolateral in ihrer ganzen Länge mit zwei scharfen, stark chitinisierten Kiellamellen versehen, zwischen denen eine schmale, tiefe Furche verläuft. Im Profil (Abb. 5) sind diese Schenkel etwas konvex gekrümmt, den beiden Kielen läuft außen noch ein dritter, niedrigerer parallel und ferner geht jederseits ein Fortsatz aus, der mit der vorderen, lateralen Ecke des 7. Tergits artikuliert. Nur die Basis des U und die Seitenfortsätze liegen, durch bewegliche Membranen mit den Nachbarskleriten verbunden, in der Körperoberfläche, während die beiden Schenkel in ihrem größten Teil freie Auswüchse des Sternits darstellen. Es ist offensichtlich, daß die beiden parallelen Schnittwunden in der Haut der Raupe von den beiden Schenkeln dieses U-förmigen Sternits herrühren, und zwar sind es die inneren Kiellamellen, die als Messer wirken. Sie ragen am meisten vor und sind schneidend scharf, auch ist der Abstand zwischen ihnen der gleiche wie bei den zwei Schnitten in der Raupenhaut.

Nun ist es mit dem Aufschlitzen der Haut allein nicht getan. Das Präparat des abgelegten Eies zeigt uns, daß die äußeren Schnittränder der beiden Wunden abgehoben und nach außen weggebogen werden, so daß das Ei zwischen diese beiden hochgestellten Hautkanten zu liegen kommt. Auch für diese komplizierte Leistung ist das 7. Sternit adaptiert. Die beiden Messerkiele verlaufen nur an der Basis parallel zueinander, weiter hinten und vor allem am Ende der Schenkel sind sie deutlich auseinandergespreizt. Ihre Schneiden sind auch nicht senkrecht nach unten, sondern schräg nach außen gerichtet. Wird dieser Apparat vorwärts gegen die Haut der Raupe bewegt, so schneidet das vordere, etwas eckig und scharf vorspringende Ende der Messerkiele die Haut an, die nachziehende Schneide vertieft den Schnitt und durchtrennt die Haut gänzlich. Dann beginnt die Divergenz der U-Schenkel, was zur Folge hat, daß die nunmehr in die Wunden einlaufenden Teile der Messerkiele nach außen drängen. Sie schneiden am hinteren Ende der Wunden seitwärts ein, und die äußere Kante der Raupenhaut gleitet, sich nach oben umbiegend, in die Spalte hinein, die sich zwischen den beiden Längslamellen auf jedem der U-Schenkel befindet. Diese Spalte ist hinten, wo die äußere Lamelle ein wenig vor der Schenkelspitze plötzlich zahnartig endet, fast so tief wie die Dicke der Schenkel selbst (Abb. 5). Wäre die äußere Lamelle nicht vorhanden, so würden die Schenkelspitzen ganz unter die Haut gelangen, so aber wird die Haut zwischen den zwei Lamellen gehalten und entsprechend aufgebogen. Wenn nun das Ei, wie es

JUL 6 1964
SMITHSONIAN INSTITUTION

zu vermuten ist, unmittelbar zwischen den Spitzen der U-Schenkel aus der Legeröhre austritt, so muß die aufgebogene Hautkante, während die Schenkel weiter nach vorn gezogen werden, sich an den Seitenrand des Eies anlegen.

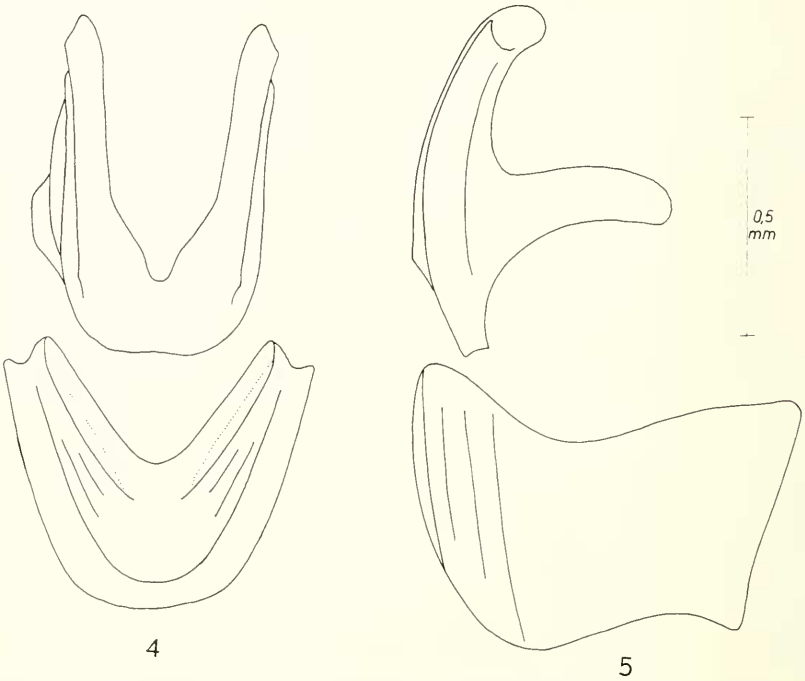


Abb. 4 und 5. Die beiden Sternite des Legeapparates von *Phorocera assimilis* Fall., von der Fläche und von der Seite gesehen. Oben das 7., unten das 6. Sternit.

Das 7. Sternit ist also zu einem sehr zweckmäßigen Schneid- und Biegewerkzeug umgebildet, das in einer einzigen Bewegung seine komplexe Aufgabe durchzuführen vermag. Der ganze Vorgang der Eiablage verläuft tatsächlich in einem Bruchteil einer Sekunde. Die Tachine stürzt sich in großer Geschwindigkeit auf das Opfer und fliegt sofort wieder ab. Die Raupe reagiert auf den Angriff heftig, aber erfolglos, offenbar zu spät.

Das 6. Sternit ist bei *Phorocera* ebenfalls umgestaltet, wenn auch nicht in so weitgehendem Maße. Seine hinteren Ränder sind etwas eingebogen und bilden, da sie in der Mittellinie geknickt sind, eine V-förmige, nach hinten gerichtete Fläche, welche stark chitinisiert und mit Querrippen versehen ist. Ein Vergleich hiermit läßt uns nun auch das 7. Sternit morphologisch besser verstehen. Das U-förmige Gebilde entspricht nicht etwa der Gesamtfläche, sondern nur diesem Hinterrande des Sternits. Der übrige Teil ist weitgehend reduziert bis auf die beiden lateralen Kanten, die als Fortsätze des U mit der Vorderecke des 7. Tergits artikulieren. Die U-Schenkel sind demnach morphologisch nicht nach hinten, sondern dorsalwärts gerichtet, und bei eingezogener Legeröhre befinden sie sich auch tatsächlich in dieser Position. Auch die Kiellamellen, diese adaptiv wichtigsten Gebilde des 7. Sternits, haben ein Gegenstück am 6. Sternit in Gestalt der erwähnten Querrippen, von denen die apikale (der Messerlamelle direkt entsprechende?) am deutlichsten ausgebildet ist. Das 6. Sternit zeigt also die gleiche Umgestaltung wie das 7., nur in einer stark abgeschwächten und unvollendeten Form. Es ist jedoch anzunehmen, daß sein besonderer Bau nicht allein durch Analogie bedingt ist, sondern daß auch ihm eine Funktion bei dem Vorgang der Eiablage zukommt.

Das gesamte Abdomen ist bei dem *Phorocera*-Weibchen stärker gekrümmt als bei den verwandten Arten, so daß die Hinterleibspitze mehr nach unten gerichtet ist. Bei eingezogenem Legerohr ragt hier das V-förmige Endstück des 6. Sternits am weitesten vor, es ist auch an jedem getrockneten Sammlungsexemplar sichtbar. Vermutlich wird es bei dem Angriff der Fliege als erster Teil des Legeapparates mit der Haut der Raupe in Berührung gebracht, und diese Berührung wird infolge der Schnelligkeit des Angriffs ein ziemlich heftiger Stoß sein. Ein Vorwärtsgleiten des V-Stücks auf der Raupenhaut (der Bewegungsrichtung der Fliege entsprechend) wird durch die apikale Querrippe verhindert, deren scharfe Kante nach vorn und außen gerichtet ist. Es ist deshalb anzunehmen, daß die Haut durch den Stoß des 6. Sternits momentan nach vorn geschoben und gespannt wird und daß dies die nachfolgende Schneidaktion des 7. Sternits erleichtert oder gar erst ermöglicht. Wenn im Augenblick des Stoßes zugleich die Streckung der Legeröhre beginnt, werden unmittelbar darauf die Messerlamellen des 7. Sternits gegen die Raupenhaut gedrückt, das V-Stück des 6. Sternits abgehoben und damit die gespannte Haut freigegeben. Das elastische Zurückgleiten der Haut nach dem Stoß des 6. Sternits ist möglicherweise eine wichtige Komponente der Schneidbewegung.

Die Eiablage von *Phorocera* steht in ihrer Besonderheit völlig isoliert da. Es gibt zwar einige andere Arten von Raupenfliegen (vor allem aus der Gruppe der Blondeliini), bei denen das 7. Sternit zu einem Legestachel umgebildet ist, doch dient die Verletzung der Haut in diesen Fällen stets dem Zweck, das Ei direkt in den Wirtskörper einzuführen. Bei *Phorocera* ist das nicht der Fall, hier bleibt das Ei außen auf der Haut, und die junge Parasitenlarve bohrt sich selber ihren Weg in den Körper der Raupe. Die Verwundung scheint hier nur der Befestigung des Eies zu dienen, und es ist erstaunlich, wieviel adaptiven Aufwand die Natur für diesen Zweck gebraucht hat. Bei den verwandten Arten genügt die Klebrigkeit der ventralen Eimembran vollauf zur Anheftung an den Wirt, und der Verlust des Parasiteneies durch eine rechtzeitige Häutung der Raupe wird auch durch die Wundankittung bei *Phorocera* nicht verhindert. Diese Tachinengattung besitzt also eine komplizierte Art der Eiablage und einen stark umgebildeten und sehr zweckmäßig eingerichteten Legeapparat, ohne daß ein ersichtlicher biologischer Vorteil dadurch erworben wurde.

Der erwähnte Forschungsauftrag über die Parasiten schädlicher Schmetterlingsraupen wurde mir vom Ministerium für Ernährung, Landwirtschaft und Forsten des Landes Nordrhein-Westfalen gewährt. An meinem neuen Arbeitsplatz gab mir Herr Dr. h. c. L. Mesnil die Anregung, das Problem *Phorocera* noch einmal aufzugreifen und in seinen Einzelheiten noch weiter aufzuklären, wofür ich ihm hiermit bestens danken möchte.

Zusammenfassung

Das *Phorocera*-Weibchen ritzt zur Eiablage zwei kurze parallele Schnittwunden in die Haut der Raupe. Die äußeren Schnittkanten werden hochgebogen und das Ei dazwischen gelegt, so daß es die beiden Verletzungen bedeckt und die aufgerichteten Hautränder ihm seitlich anliegen (Abb. 1 und 2). Nach der Vernarbung erscheinen die beiden Schnitte als schwarze Streifen unter den Seitenrändern des Eies. Der Legeapparat von *Phorocera* ist stark umgebildet und an seine komplizierte Aufgabe hochgradig angepaßt. Das 7. Sternit (Abb. 4 und 5) ist U-förmig und mit zwei messerartigen Längskielen versehen, welche in der Lage sind, die Raupenhaut zu durchschneiden. Ein längs verlaufender Spalt an der Außenseite dieser Messerkiele nimmt die Hautkante auf und biegt sie nach oben.

Summary

For oviposition, the *Phorocera* female cuts two short parallel slits into the skin of the host caterpillar. The lateral borders of the skin are bent upwards and the egg is laid between them, so that the two wounds are covered by it, and the erected skin is

attached to its sides (figs. 1 and 2). The two slits appear afterwards as black stripes under the lateral margins of the egg. The ovipositor of *Phorocera* is much transformed and well adapted to this complicated function. The 7th sternite (figs. 4 and 5) is U-shaped and armed with two knife-like longitudinal crests which are able to cut through the skin of the host. A deep furrow along the outer side of each crest keeps and erects the skin border.

Zitierte Literatur

Herting, B. (1956): Das weibliche Postabdomen der calyptraten Fliegen (Diptera) und sein Merkmalswert für die Systematik der Gruppe. — Z. Morph. Ökol. Tiere 45: 429—461.

Nielsen, J. C. (1915): Undersögelser over entoparasitiske Muscidelarver hos Arthropoder (V). — Vidensk. Medd. Dansk naturh. Foren. 67: 9—24.

Prell, H. (1915): Zur Biologie der Tachinen *Parasetigena segregata* Rdi. und *Panzeria rudis* Fall. — Z. angew. Ent. 2: 57—148.

Silvestri, F. (1941): Contribuzioni alla conoscenza degli insetti dannosi e dei loro simbionti VI. La falena brumale (*Operophthera brumata* L.). — Boll. R. Lab. Ent. Portici 5: 61—120.

Anschrift des Verfassers: Dr. Benno Herting,
Commonwealth Institute of Biological Control, Rue de Chêtre 36, Delémont (Schweiz)